

ГЕНЕТИКА РЖИ (*SECALE CEREALE* L.)

VI. К ГЕНЕТИКЕ ВОСКОВОГО НАЛЕТА

В. С. Федоров, В. Г. Смирнов, С. П. Соснихина

Установлено, что у ржи наличие воскового налета на стебле и колосе определяется одной парой аллелей *Epr—epr* (Федоров, 1961, 1964). Восковой налет доминирует над его отсутствием. В 1957 г. мы выделили, а затем закрепили форму, не имеющую воскового налета только на колосе. Представляло интерес определить генетическую природу новой формы.

В 1957 г. в F_1 переселенной ржи Гейне были отобраны растения, характеризующиеся отсутствием воскового налета как на стебле, так и на колосе, тогда как на верхней стороне листьев имелся слабый восковой налет. Эти растения дали линию ГК-4, которая вошла в нашу генетическую коллекцию. Подобные растения ранее были найдены и описаны рядом исследователей (Вавилов, 1917, 1926; Nilsson, 1917; Berkner и Meyer, 1927; В. и В. Антроповы, 1929; Sybenga и Prakken, 1962). Н. Н. Вавилов определил эту форму, как *var. epruinatum* Vav.

В посеве сорно-полевой ржи Закавказья в 1957 г. были обнаружены растения без воскового налета только на колосе. Ранее такие растения описали В. и В. Антроповы (1929) среди образцов ржи Афганско-Гурджанской группы. Путем групповой изоляции подобных растений нами получена линия генетической коллекции ГК-12.

Кроме этих двух линий, в скрещивание были взяты следующие формы генетической коллекции: ГК-8, ГК-29, имеющие хорошо развитый восковой налет на всех частях растения, но отличающиеся по ряду других признаков, а также формы ГК-26, ГК-46 и ГК-50, растения которых лишены воскового налета на стебле и колосе и также отличающиеся друг от друга по некоторым признакам.

Коллекционные формы ГК-12, ГК-49 относятся к сорно-полевой ржи, формы ГК-4, ГК-26, ГК-50 — к Западноευропейской низинной группе, ГК-8 — к Северорусской низинной группе и ГК-46 — форма гибридного происхождения, полученная от скрещивания образца сорно-полевой ржи с образцом Западноευропейской группы. Таким образом, в опытах использованы формы из трех крупных эколого-географических групп, что позволяет делать выводы для довольно обширного материала, представляющего *Secale cereale* L.

Методика скрещиваний, изоляций и учета в нашей работе применялась обычная для генетических исследований ржи.

Как и многие другие авторы (Nilsson, 1917; Berkner и Meyer, 1927; Агеев, 1929, 1930; Суриков, 1957, 1960; Sybenga и Prakken, 1962), мы наблюдали моногенное различие в F_2 от скрещиваний растений с восковым налетом на стебле и колосе с растениями без воскового налета на этих частях: наличие воскового налета на стебле и колосе (доминант) и отсутствие его (рецессив) наследовались как один признак. Однако дальнейшие тщательные поиски в нашем обширном исходном материале растений, комбинирующих эти признаки, привели к находке новых форм с восковым налетом на стебле, но без воскового налета на колосе. Мы не нашли ни одного растения, у которого был бы восковой налет на колосе при отсутствии его на стебле.

В результате скрещиваний найденной формы без воскового налета только на колосе с формами с восковым налетом в первом поколении все растения были с восковым налетом, а во втором поколении произошло расщепление: на 9 растений с восковым налетом приходилось

в среднем 7 растений без воскового налета на колосе (табл. 1). В реципрокном скрещивании (№ 74а) результаты были такими же.

Анализируя полученные соотношения, можно заключить, что развитие воскового налета на колосе контролируется двумя генами — компонентами, которые мы называли Es_1 и Es_2 . Наличие в зиготе $Es_1 Es_2$ определяет появление воскового налета на колосе, сочетания же $Es_1 es_2$, $es_1 Es_2$ и $es_1 es_2$ блокируют его развитие.

Таблица 1

Расщепление в F_2 по восковому налету на колосе (скрещивание 1960 г.)

№ скрещивания	Родительские формы		Растения		χ^2	P
			с восковым налетом на колосе (9)	без воскового налета на колосе (7)		
51	ГК-12 без воскового налета на колосе	ГК-8 с восковым налетом на колосе	63	49	0,00	1,00
52	ГК-12 то же	ГК-19 то же	103	79	0,08	>0,70
74а	ГК-49 с восковым налетом на колосе	ГК-12 без воскового налета на колосе	145	106	0,25	>0,50
	Всего		311	232	0,23	>0,50

Исходя из этого, мы предположили, что скрещивание формы без воскового налета на колосе с формой, лишенной воскового налета и стебле и колосе, должно дать расщепление уже по трем генам: по гену Epr и по двум компонентам Es_1 и Es_2 . При этом ген Epr должен присутствовать в зиготе всегда, когда развивается восковой налет на стебле и на колосе. Другими словами, он является основным геном развития воскового налета и на стебле и на колосе. Гены же Es_1 и Es_2 являются дополнительными к Epr и отсутствие хотя бы одного из них лишает колос воскового налета.

Схема взаимодействия этих генов должна выглядеть так:

$Epr Es_1 Es_2$ — восковой налет на стебле и колосе

$Epr Es_1 es_2$
 $Epr es_1 Es_2$
 $Epr es_1 es_2$ } — восковой налет на стебле, но без воскового налета на колосе

$epr Es_1 Es_2$
 $epr Es_1 es_2$
 $epr es_1 Es_2$
 $epr es_1 es_2$ } — без воскового налета на стебле и колосе

Отсюда в случае тригенного расщепления соотношение фенотипов в F_2 теоретически должно быть следующим: 27 с восковым налетом на стебле и колосе, 21 с восковым налетом на стебле, без воскового налета на колосе и 16 без воскового налета на стебле и колосе.

Наше предположение полностью подтвердилось результатами скрещивания формы без воскового налета на стебле и колосе с формой, не имеющей воскового налета только на колосе (табл. 2).

Интересительно, в отношении наследования воскового налета на колосе в F_2 мы имеем моногенное расщепление (3:1), а именно: 275 с восковым налетом и 275 без воскового ($\chi^2=0,04$;

Таблица 2

Расщепление в F_2 по восковому налету на стебле и колосе
(скрещивание 1961, 1963 и 1964 гг.)

№ скрещивания	Родительские формы		Растения F_2			χ^2	P
			с восковым налетом на стебле и колосе (27)	с восковым налетом на стебле и без воскового налета на колосе (21)	без воскового налета на стебле и колосе (16)		
122	ГК-26 без воскового налета на стебле и колосе	ГК-12 с восковым налетом на стебле, но без воскового налета на колосе	103	83	57	0,37	>0,80
111	ГК-50 то же	ГК-12 то же	290	232	179	0,21	>0,90
137	ГК-12 с восковым налетом на стебле, но без воскового налета на колосе	ГК-15 без воскового налета на стебле и колосе	62	43	39	0,67	>0,70
	Всего		455	338	275	0,07	0,95

($P > 0,80$), а в отношении наследования воскового налета на колосе — тригенное (27:37), т. е. 455 растений с восковым и 633 без воскового налета ($\chi^2 = 0,06$; $P > 0,80$).

Вместе с тем данные табл. 2 убедительно говорят за независимость наследования этих трех генов.

Каковы генотипы скрещиваемых форм? Очевидно, найденная форма без воскового налета на колосе должна быть *Epr Epr es₁ es₁ es₂ es₂*, а компоненты скрещивания с ней (табл. 1), имеющие восковой налет на колосе, — *Epr Epr Es₁ Es₁ Es₂ Es₂*. Тогда в F_2 действительно будет дигенное расщепление (9:7) по комплементарным генам воскового налета на колосе. В табл. 2 представлены данные о скрещивании той же формы без воскового налета на колосе (*Epr Epr es₁ es₁ es₂ es₂*) с формами без воскового налета на стебле и колосе. Поскольку в F_2 выявляется тригенное расщепление (26:21:16), эти формы без воскового налета на стебле и колосе должны быть *epr epr Es₁ Es₁ Es₂ Es₂*.

В рассматриваемых скрещиваниях участвовали формы, отличающиеся не только по восковому налету, но и по некоторым другим признакам, характер наследования которых нам известен. Это позволило определить способ их совместного наследования.

В скрещивании № 61 (табл. 3) в качестве опцовской была взята карликовая форма ржи (ГК-8), имеющая хорошо развитый восковой налет на всех частях растения. Эта форма наследуется по простой схеме: 3 нормальные растения : 1 карликовое.* Оказалось, что ген карликовости наследуется независимо от генов-комплементов, определяющих восковой налет на колосе.

* Сведения о наследовании признака карликовости подготавливаются к печати.

Таблица 3

**Независимое наследование признаков воскового налета на колосе
и карликовости растений**
(F_2 от скрещивания № 61)

Показатели	Нормальные растения		Карликовые растения	
	с восковым налетом на колосе	без воскового налета на колосе	с восковым налетом на колосе	без воскового налета на колосе
Идеальное отношение (независимое наследование) . . .	27	21	9	7
Фактически получено . . .	44	39	19	10
Теоретически ожидаемые	47,25	36,75	15,75	12,25
χ^2	3,25	+2,25	+3,25	-2,25
$\pi \pm$	5,22	4,97	3,67	3,30
$\pi \cdot \pi$	0,62	0,45	0,88	0,66

Полученные данные вполне соответствуют теоретически вычисленным, исходя из независимого наследования этих трех генов.

В реципрочных по существу скрещиваниях № 122 и 147 (табл. 4) формы без воскового налета на стебле и колосе характеризуются еще и отсутствием антоциана на веточках, узлах стебля и колосковых чешуях (ГК-26 и ГК-46). Наследование антоциановой окраски в этих частях растения идет также по моногенной схеме — 3 антоциановых: 1 без антоциана (Федоров, 1964). В табл. 4 приведены данные, также показывающие независимость наследования трех генов воскового налета и гена антоциана.

В. и В. Антоновы (1929), исследовав большое разнообразие форм ржи, сосредоточенных в Институте растениеводства, отмечают, что рас-

Таблица 4

Независимое наследование признаков воскового налета и антоциановой окраски
(F_2 от скрещиваний №№ 122 и 147)

Показатели	Растения с антоциановой окраской			Растения без антоциановой окраски			χ^2	P
	с восковым налетом на стебле		без воскового налета на стебле и колосе	с восковым налетом на стебле		без воскового налета на стебле и колосе		
	с восковым налетом на колосе	без воскового налета на колосе		с восковым налетом на колосе	без воскового налета на колосе			
Идеальное отношение (независимое наследование)	81	63	48	27	21	16		
Фактически получено	80	59	41	23	24	16	1,48	> 0,90
	50	32	28	12	11	11	1,97	> 0,80
Всего	130	91	69	35	35	27	2,31	> 0,80
Теоретически ожидаемое	122,5	95,2	72,6	40,8	31,7	24,2		
Δ	+7,5	-4,2	-3,6	-5,8	+4,3	+2,8		
π	9,15	8,47	7,68	6,04	5,39	4,64		
$\pi \cdot \pi$	0,82	0,49	0,47	0,96	0,80	0,60		

тения без воскового налета на стебле и колосе встречаются особенно часто в сорно-полевой ржи Афганистана, реже Туркменистана, Хорезма и Бухары. Об интересной форме ржи без воскового налета сообщает А. А. Краснюк (1934, 1936), у которой он обнаружил почти полную стерильность при свободном цветении и наличие переходных по степени развития воскового налета растений в F_2 , что затрудняло учет расщепления. Подобных растений мы не встречали.

В. и В. Антроповы (1929) наблюдали сильную поражаемость образцов без воскового налета в условиях Детского Села (ныне г. Пушкин) ржавчинными грибами — *Puccinia graminis* Pers., *Puc. glutarum* Eriks. Выделенные нами растения без воскового налета на стебле и колосе также поражались этими же грибами в условиях Старого Петергофа, однако не очень отличаясь в этом от обычных растений.

Н. И. Вавилов (1935б, в) наличие воскового налета относил к категории структурного иммунитета, так как выделение поверхностными клетками воскового налета предупреждает проникновение в ткани паразитов.

В. и В. Антроповы (1929) и другие авторы, описывая растения без воскового налета, отмечают, что этот признак хорошо выявляется лишь в период колошения. Действительно, и наши наблюдения показали, что по первым листьям отличить растения, которые будут без воскового налета на стебле и колосе, от обычных растений невозможно. В дальнейшем, при выходе в трубку, на нижней стороне верхних листьев восковой налет ослабевает, совсем исчезая на последующих листьях, тогда как на верхней стороне он остается в течение всей жизни растения.

В этом можно видеть некую защитную реакцию проростков и верхней стороны листьев растения против заражения их ржавчинными грибами и особенно в начальный период развития растения. Очевидно, в процессе эволюции у ржи возникла такая генотипическая система, в которой гены, блокирующие развитие воскового налета, начинают оказывать свое действие только с момента появления стебля и колоса, т.е. на таких частях растения, заражение которых грибными заболеваниями менее опасно, чем поражение листьев, особенно в фазе розетки. Можно думать, что попадание в прикрепление спор грибов на нижнюю сторону листовой пластинки менее вероятно, чем на верхнюю. На основе этих данных можно говорить об адаптивной роли поля действия гена (Рокицкий, 1929, 1931). Поле действия рецессивной аллели *epr* в гомозиготном состоянии таково, что она блокирует развитие воскового налета на нижней стороне листа, стебле и колосе, причем на первых листьях сохраняется восковой налет с обеих сторон, но позднее появляющиеся листья не имеют его на части нижней поверхности вплоть до полного исчезновения. Следовательно, можно говорить и о времени действия гена *Epr*.

Для образования воскового налета на стебле, как указывалось, достаточно одного доминантного гена *Epr*, а для образования такого же признака на колосе нужно сочетание трех доминантных генов — *Epr*, \overline{Es}_1 и Es_2 . Мы полагаем, что это в конце концов также связано с защитной ролью воскового налета как приспособления против поражения отдельных частей растения ржавчинными грибами. По данным Н. А. Наумова (1939), *Puccinia glutarum* поражает, главным образом, пластинки листа и влагалища, а *Puc. graminis* — стебель и редко чешуйки, ости и зерно. Другими словами, колос наиболее устойчив к поражению, и это имеет отношение к тому, что любой из трех генов, определяющих восковой налет на колосе, при гомозиготности по рецессивному состоянию лишает его воскового налета. Очевидно поэтому, расщепление по

восковому налету на колосе может идти в таких соотношениях, как 9:7 и 27:37, т. е. растений без воскового налета на колосе появляется около и даже больше половины. В случае же отсутствия воскового налета на стебле, где поражение более существенно, растений с рецессивным состоянием признака бывает только 25%. Нужно полагать, что мутации гена *Epr* в значительно большей степени контролируются отбором, чем мутации комлементарных генов Es_1 и Es_2 .

Н. И. Вавилов (1935а) отмечал наличие форм без воскового налета на колосковых и цветковых чешуях и без воскового налета на стебле и листьях у ржи, пшеницы, ячменя, овса, проса, сорго, кукурузы, риса и пырея. Представляет интерес сопоставить в свете закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова (1935а) наследование признаков воскового налета у ржи и пшеницы.

Е. Чермак (Tschechnik, 1923), а затем А. Уоткинс (Watkins, 1927) впервые отметили, что наличие воскового налета на стеблях и колосе у 28- и 42-хромосомных пшениц определяется одним доминантным геном.

Однако в последние годы Н. Джонсен и К. Дрискол (Jensen a. Driscoll, 1962; Driscoll a. Jensen, 1964) нашли, что восковой налет у *Tr. aestivum* определяется двумя генами: W — наличие воскового налета, w — отсутствие его и Iw — ингибитор воскового налета, iw — отсутствие тормозящего действия в образовании воскового налета. Сочетание этих генов дает такие фенотипы:

$Iw W$	}	— без воскового налета
$Iw w$		
$iw w$		
$iw W$		

Дигетерозиготное сочетание этих генов (F_1) дает потомство (F_2), расщепляющееся в отношении: 13 без воскового налета : 3 с восковым. В зависимости от генотипов скрещиваемых растений в одних случаях в F_1 будет доминировать восковой налет ($iw iw WW \times iw iw ww$), в других, наоборот, его отсутствие ($Iw Iw WW \times iw iw WW$), и в обоих случаях в F_2 будет наблюдаться типичное моногенное расщепление. Авторы установили, что ген-ингибитор Iw локализован в XIII хромосоме *Triticum aestivum*. Используя анализ анеуплоидных растений *Tr. aestivum*, К. Дрискол (Driscoll, 1966) нашел, что между геном Iw и центромером XIII хромосомы частота кроссинговера составляет 42%.

Индийские исследователи С. Ганди и М. Батнагар (Gandhi a. Bhatnagar, 1962) среди мягкой пшеницы из Египта нашли два сорта без воскового налета, которые при скрещивании с обычными сортами показали доминирование отсутствия воскового налета с последующим расщеплением в F_2 на: 3 без воскового налета : 1 с восковым налетом. То же они отмечают и для твердой пшеницы. Канадский сорт Газа (*Triticum durum*) также без воскового налета показал доминирование при скрещивании с обычными формами. Гибриды давали простое расщепление 3 : 1. Можно полагать, что во всех этих случаях расщепление идет по гену-ингибитору.

В подтверждение выводов о характере наследования форм без воскового налета авторы ссылаются на работу М. М. Якубцинера (1932), который наблюдал, что в пшеницах Сирии, Палестины и Трансиордании встречаются формы без воскового налета. Главная масса растений без воскового налета обнаружена среди твердой пшеницы — *Tr. durum*. В Палестине встречаются также формы без воскового налета, относящиеся к *Tr. polonicum*. М. М. Якубцинер (1932) находил среди исследованных пшениц и формы с отсутствием воскового налета на колосе.

Однако автор не производил скрещивания форм без воскового налета с обычными формами, судить же о доминантности или рецессивности признака только по частоте его встречаемости нет никаких оснований.

В общем мы можем сделать заключение о том, что основные гены воскового налета на стебле и колосе у ржи (*Epr*) и у 28- и 42-хромосомных пшениц (*W*) дают сходный фенотипический эффект. Можно ставить вопрос об их гомологии, основываясь на общности происхождения этих родов и принадлежности к одному семейству — *Gramineae*. Что касается гена *W*, обнаруженного у пшеницы, то у ржи гена подобным эффектом мы пока не нашли. Возможно, что привлечение еще более широкого материала позволит обнаружить этот ген. Возможно также, что ген с таким эффектом у пшениц возник и закрепился раньше, чем это могло случиться у ржи. Не исключено и то, что ген-ингибитор, подобный гену *W*, возникал и у ржи, но был отмечен у нее естественным отбором.

В нашей коллекции имеется полученная А. Р. Жебраком форма В-60, ведущая свое происхождение от скрещивания *Tr. durum* с *Tr. aestivum*, которая характеризуется отсутствием воскового налета на колосе у всех растений. По-видимому, это может свидетельствовать в пользу наличия гомологичного гена (или генов) отсутствия воскового налета на колосе у этих двух видов пшениц.

Поскольку имеются формы *Tr. aestivum*, легко скрещивающиеся с рожью (Bockhaase, 1916; Taylor и Quissenberry, 1935; Васильев, 1940; Leib, 1943; Риган, 1965), представляется возможным через скрещивание форм ржи и пшеницы без воскового налета на стебле и колосе или только на колосе проверить возможную гомологию генов этого признака у пшеницы и ржи.

ВЫВОДЫ

1. При создании генетической коллекции ржи были выделены и размножены форма без воскового налета на колосе, стебле и нижней стороне листьев из Западноевропейской экологической группы и форма без воскового налета только на колосе из сорно-полевой ржи Закавказья.

2. Генетический анализ выделенных форм показал, что развитие воскового налета на всех частях растения контролируется одной парой аллелей *Epr---epr*. Для образования воскового налета на колосе необходимо сочетание трех доминантных генов: *Epr* и двух комплементарных генов, для которых предложены символы *Es₁* и *Es₂*.

3. Описанные нами три гена, детерминирующие развитие воскового налета у ржи, наследуются независимо друг от друга, а также от генов карликовости и антоциановой окраски.

ЛИТЕРАТУРА

- Агеев К. Ф. 1929. Изв. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 4: 143—175.
Агеев К. Ф. 1930. Тр. Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству, Л., 4: 16—17.
Антроповы В. и В. 1929. Рожь СССР и сопредельных стран. Л., Изд. Всесоюз. ин-та прикладной ботаники и новых культур.
Вавилов Н. И. 1917. Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 10: 561—590.
Вавилов Н. И. 1926. Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 16, 2: 1—248.
Вавилов Н. И. 1935а. В кн.: Теоретические основы селекции растений. М.—Л., 1: 75—128.
Вавилов Н. И. 1935б. В кн.: Теоретические основы селекции растений. М.—Л., 1: 893—990.
Вавилов Н. И. 1935в. В кн.: Теоретические основы селекции растений. М.—Л., 2: 3—244.
Васильев Б. И. 1940. ДАН СССР, 27, 6: 598—600.

- Краснюк А. А. 1934. «Семеноводство», 3 : 11—15.
 Краснюк А. А. 1936. «Селекция и семеноводство», 9 : 50—53.
 Наумов Н. А. 1939. Ржавчина хлебных злаков в СССР. М., Сельхозгиз.
 Рягин Б. В. 1965. Скрещиваемость пшеницы с культурной рожью. Автореф. канд. дисс. Л.
 Рокицкий П. Ф. 1929. Журн. exper. биол., 5, 3—4.
 Рокицкий П. Ф. 1931. Журн. exper. биол., 7, 2 : 172—186.
 Суриков И. М. 1957. Уч. зап. Белорусского ун-та, сер. биол., 37 : 213—223.
 Суриков И. М. 1960. Бюлл. Ин-та биологии АН БССР, IV : 179—182.
 Федоров В. С. 1961. В сб.: Межвузовская конференция по экспериментальной генетике. Тез. докл., 1 : 173—174.
 Федоров В. С. 1964. В сб.: Исследования по генетике. Изд. ЛГУ, 2 : 100—110.
 Якубинер М. М. 1932. Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Прил. 53. Л., ВИР : 104—107.
 Berkner, K. Meyer. 1927. Zs. Pflanzenzücht., 12, 3.
 Zockhause W. O. 1916. J. Genet., 6 : 91—94.
 Driscoll C. J. 1966. «Genetics», 54, 1 (1) : 131—135.
 Driscoll C. J., N. F. Jensen. 1964. Canad. J. Genet. Cytol., 6 : 324—333.
 Gandhi S. M., M. P. Bhatnagar. 1962. Indian J. Genet. Plant Breeding, 22, 2 : 160—161.
 Jensen N. F., C. J. Driscoll. 1962. «Crop. Sci.», 2 : 504—505.
 Lein A. 1943. Zs. ind. Abst. u. Vererbungsl., 81 : 28—61.
 Nilsson H. 1917. Zs. Pflanzenzücht., 5, 2 : 89—114.
 Nybenga J. R. Prakken. 1962. «Genetica», 33 : 95—105.
 Taylor J. W., K. S. Quisenberry. 1935. J. Amer. Soc. Agron., 27.
 Tschermak E. 1923. In: C. Fruwirth. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. 4. Aufl. P. Parey, Berlin, 4.
 Watkins A. E. 1927. J. Genet., 18 : 373—396.

ГЕНЕТИКА РЖИ (*SECALE CEREALE* L.)

IX. ПЛЕЙОТРОПНЫЙ ЭФФЕКТ НАСЛЕДСТВЕННОГО ФАКТОРА КАРЛИКОВОСТИ

В. С. Федоров, В. Г. Смирнов, С. П. Соснихина

Наследственные факторы карликовости известны у очень многих видов растений, принадлежащих к самым различным семействам. В краткой и далеко не полной сводке Ж. Пелтон (Pelton, 1964) перечислены 112 генов карликовости у 34 видов из 17 семейств покрытосеменных растений. У ряда наиболее хорошо генетически изученных видов, таких, как *Zea mays*, *Pisum sativum*, *Lycopersicon esculentum* выявлено много генетических локусов, в которых одна из аллелей детерминирует наследственное изменение характера ростовых процессов, приводящее к развитию карликовой формы. Подобные наследственные факторы карликовости представляют большой интерес не только в плане детальной разработки частной генетики растений, но и как превосходная модель для исследования системы генетической регуляции ростовых процессов и морфогенеза.

Изучение генов карликовости в популяциях растений и частот мутирования по этим локусам имеет большое значение для исследований по генетике популяций и видообразованию, ибо структура тундровых и высокогорных видов растений очень часто весьма сходна именно с карликовыми формами. Наконец, карликовые формы имеют ряд существенных агротехнических преимуществ у многих культурных растений. В некоторых культурах — гороха, томатов, кукурузы — выведены и используются в производстве карликовые сорта и гибриды. У ряда важных злаковых культур — пшеницы, ржи, ячменя — решение пробле-